BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 34 — N° 1, 1962, pp. 82-94.

REMARQUES SUR LES PREMIERS STADES LARVAIRES DE PLUSIEURS ESPÈCES INDOPACIFIQUES DU GENRE DARDANUS
(Crustacés Décapodes Pagurides).

Par Michèle DECHANCÉ

Une étude préliminaire sur le développement des *Dardanus* de la côte occidentale d'Afrique a montré l'existence probable de huit stades larvaires au moins chez certaines espèces [1]. La découverte dans des collections de plancton d'origines diverses de zoés que nous avons attribuées à des *Dardanus* apporte quelques données nouvelles sur le développement de ce genre. La présente note a pour objet l'étude comparée des premiers stades chez des espèces indopacifiques ; nous avons pu relever entre les larves des différences spécifiques qui semblent caractéristiques du degré d'évolution des espèces à l'intérieur du genre ou de genres très voisins.

La majeure partie du matériel étudié provient du plancton de la collection Dawydoff, récemment remise au Muséum d'Histoire Naturelle par Mme Dawydoff ; toute cette collection est d'origine indochinoise, mais les localités et les dates de récoltes ne sont pas précisées. Quelques zoés proviennent en outre du plancton récolté par Dantan en Mer Rouge en 1923 et 1924.

Le genre *Dardanus* est représenté dans les mers asiatiques par une quinzaine d'espèces et seule la mise en élevage de femelles ovigères suivie de l'éclosion des larves permettrait l'identification spécifique de notre matériel. Ceci ne peut être actuellement envisagé, mais, grâce à de bons caractères morphologiques, nous avons pu séparer plusieurs espèces, dont 5 ou 6 sont voisines et étroitement apparentées à *Dardanus arrosor* ; trois autres espèces présentent des caractères particuliers ; nous les avons provisoirement placées dans le genre *Dardanus*, car elles lui sont manifestement apparentées et constituent une série qui aboutit aux zoés du type de *Dardanus arrosor*. Dans la description qui suit, nous les désignons sous les noms de *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3*, cette dernière étant morphologiquement la plus proche de *Dardanus*

1. *C. R. Acad. Sci.*, 1961, **253**, pp. 529-531.

arrosor ; nous examinerons plus loin les possibilités de les rattacher à un ou même deux autres genres.

Après avoir exposé les caractères communs définissant le genre *Dardanus* sensu lato, nous décrirons les larves de ces trois espèces en les comparant à celles de *Dardanus arrosor* et en montrant l'évolution qui les rapproche de ces dernières ; nous indiquerons ensuite les caractères propres aux zoés du groupe de *D. arrosor*.

Cette étude est limitée à la comparaison des stades I pour la majorité des espèces : en effet nous ne possédons d'autres stades que pour *Dardanus ? 3* (Stade II) et pour *Dardanus arrosor* (Stades II, III, IV, VI, VII).

Caractères généraux des zoés du genre *Dardanus* sensu lato.

Taille variant suivant les espèces de 2,0 à 3,3 mm.

Le rostre est grand ; il dépasse largement l'extrémité des antennes et des antennules et se termine en pointe effilée.

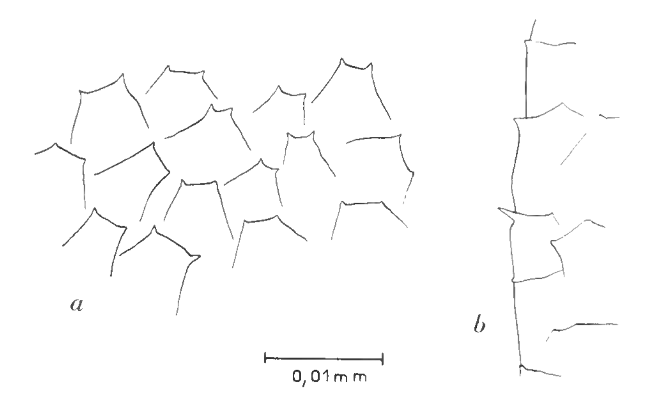


Fig. 1. — Aspect de la cuticule chez *Dardanus ? 2* : *a*, portion de la carapace, *b*, bord latéral du rostre.

La carapace est relativement courte, elle n'atteint pas le milieu du premier segment abdominal ; elle est dépourvue d'épines et ses bords postérieurs sont arrondis ; on observe une petite carène médiane à la base du rostre, entre les yeux (qui sont sessiles au stade I).

Les segments abdominaux sont renflés et bien individualisés ; il existe deux petites expansions latérales sur la face dorsale du deuxième segment, et généralement une paire d'épines latérales sur le cinquième segment.

Le bord postérieur du telson est convexe, avec une échancrure médiane prononcée, il porte les six paires d'épines habituelles au stade I.

La surface de la cuticule (rostre, carapace, segments abdominaux et telson) n'est pas lisse ; cette cuticule semble composée d'écailles imbri-

quées, dont le bord antérieur est ornée de 1, 2 ou 3 très petites épines, toujours orientées vers l'avant (fig. 1 *a*) ; la présence de ces épines donne aux bords latéraux du rostre (fig. 1 *b*), à un fort grossissement, un aspect denticulé et c'est sans doute ce qui a permis à BATE (1888) d'écrire que le rostre de son *Oodeopus gibbosus* — en fait une larve de *Dardanus* au stade V — était denticulé. Cet aspect écailleux de la cuticule n'a jusqu'à présent été observé dans aucun autre genre de Paguride.

L'endopodite de l'antennule est représenté par une longue soie plumeuse insérée au 1/10e distal de la longueur totale de l'appendice.

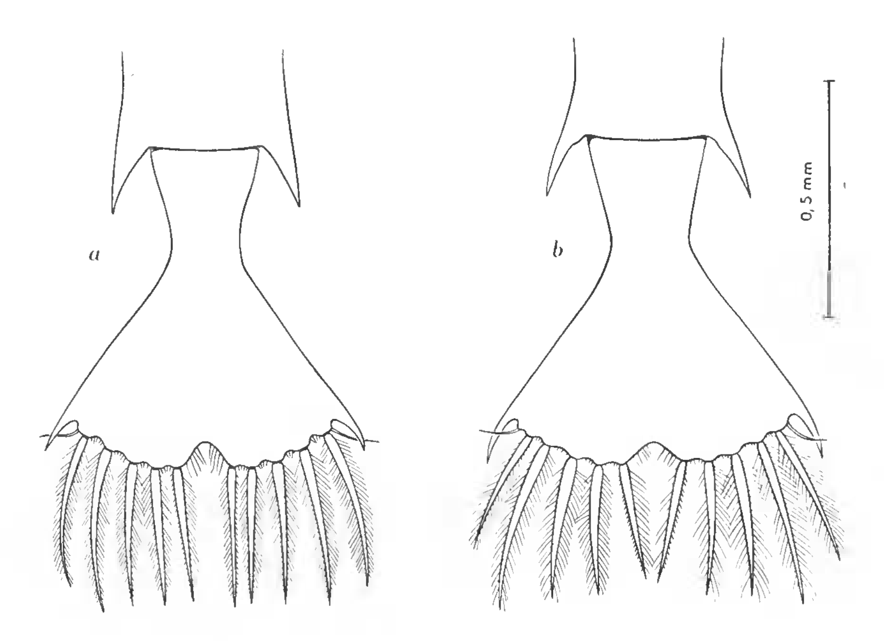


FIG. 2. — Région postérieure de l'abdomen : *a*, *Dardanus ? 1*, *b*, *Dardanus ? 2*, stades I.

L'endopodite de l'antenne se termine par 3 soies, dont deux longues et plumeuses, terminales, et une troisième, simple, plus petite, subterminale. L'écaille porte 10 soies sur son bord interne ; l'épine distale terminale du bord externe manque chez les zoés du groupe *arrosor* (fig. 3).

Le nombre d'articles du palpe maxillulaire (fig. 4) est variable (de un à trois) ainsi que le nombre et la disposition des groupes de soies sur le palpe maxillaire (fig. 5).

L'angle interne proximal du basipodite du premier maxillipède porte un lobe recourbé vers l'avant, se terminant par une soie plus ou moins importante (fig. 6) ; un lobe similaire, mais plus petit, se trouve sur le coxopodite du même appendice chez *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ?* 3 (fig. 6 *a*, *b* et *c*).

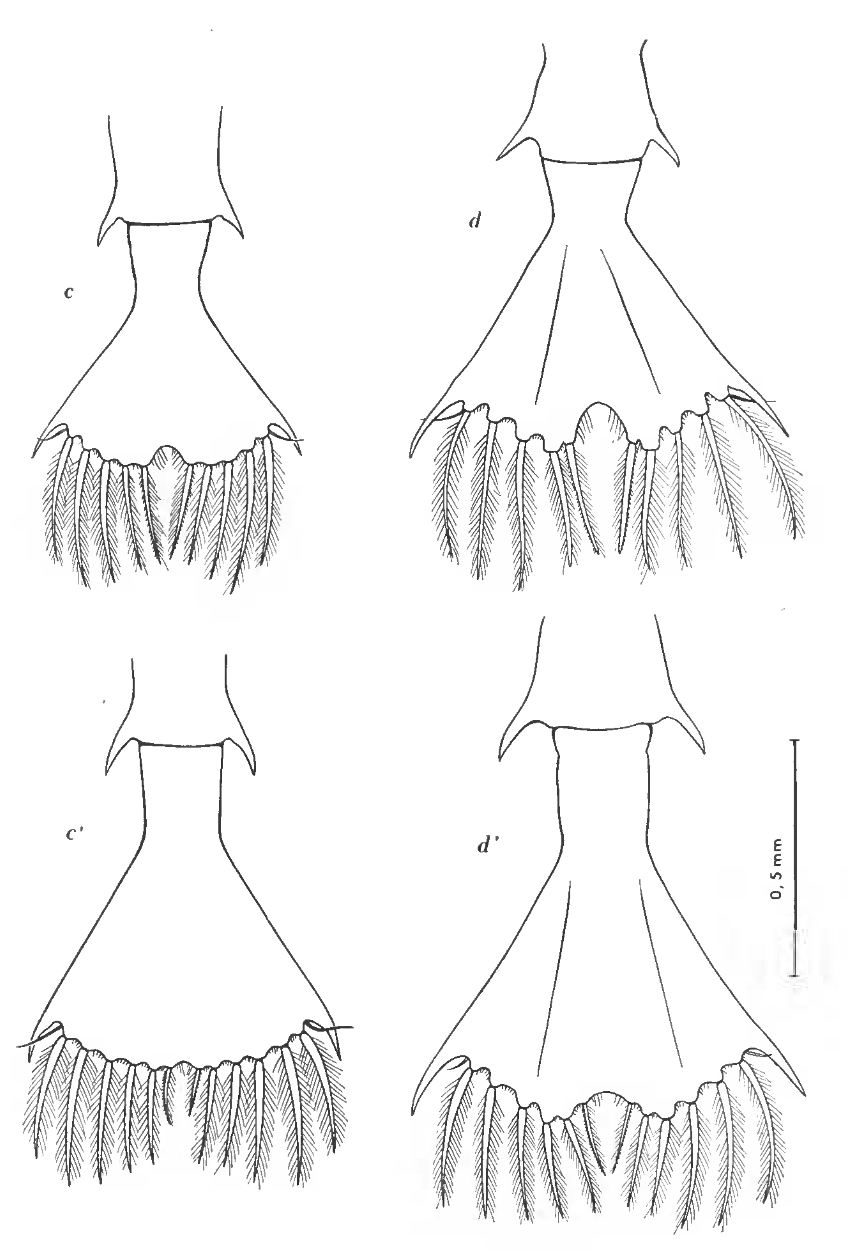


Fig. 2. — Région postérieure de l'abdomen : *c*, *Dardanus ? 3*, *d*, *Dardanus arrosor*, stades I ; *c'*, *Dardanus ? 3*, *d'*, *Dardanus arrosor*, stades II.

DESCRIPTION COMPARATIVE DE *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2*, *Dardanus ? 3* ET *Dardanus arrosor*.

Matériel examiné : les trois premières espèces proviennent de la collection DAWYDOFF et sont donc indochinoises :

Dardanus ? 1 :	8	spécimens,	stade	I,	3,3 mm	environ.
Dardanus ? 2 :	4	»	»	,	3,4 mm	»
Dardanus ? 3 :	19	»	»	,	2,5 mm	»
» :	2	»	»	II,	3,2 mm	»

Les stades I de *Dardanus arrosor*, également présents dans la collection DAWYDOFF, ont été récoltés en abondance dans le plancton côtier de Banyuls-sur-Mer, ou obtenus par éclosion. Ils mesurent de 2,7 à 3,2 mm. Deux stades II, probablement de cette espèce, de 3,7 et 4,1 mm, ont été trouvés dans le plancton des croisières de la « Calypso » en Afrique occidentale.

La forme du rostre et de la carapace est semblable chez les 3 espèces et chez *Dardanus arrosor*.

Les épines latérales du cinquième segment abdominal sont larges et terminales chez *Dardanus ? 1* (fig. 2 *a*), un peu moins développées chez *Dardanus ? 2* (fig. 2 *b*) ; elles sont plus étroites et tendent à devenir sub-terminales chez *Dardanus ? 3* (fig. 2 *c*). Chez *Dardanus arrosor* (fig. 2 *d*), elles sont sub-terminales, insérées au 1/6e distal de la longueur du segment.

L'aspect du telson est assez différent dans les deux groupes :

1. Chez *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3*, la jonction des bords latéraux du sixième segment abdominal et du telson (non séparés) est arrondie ; la face dorsale du telson est plane ; entre les insertions des épines du bord postérieur, les indentations sont peu marquées ; la paire de soies fines, habituelle chez les larves d'Anomoures entre la première et la deuxième paire d'épines, et qui représente des épines vestigiales, est encore relativement développée.

2. Chez *Dardanus arrosor*, les bords latéraux du sixième segment abdominal et du telson sont droits et forment un angle net ; la face dorsale du telson est épaissie dans sa partie médiane, suivant deux carènes longitudinales divergentes partant des bords latéraux de la région antérieure vers l'insertion de la quatrième paire d'épines ; il existe des indentations profondes entre les insertions des épines du bord postérieur ; la paire d'épines vestigiales est réduite à une paire de très fines soies, insérées tout près de la deuxième paire d'épines.

L'aspect écailleux de la cuticule est plus marqué chez *Dardanus ? 1* : les écailles sont plus grosses et recouvrent toute la dorsale du telson ; alors que dans les deux autres espèces la face dorsale du telson est presque lisse ; chez *Dardanus arrosor*, les écailles sont moins nettes, et la surface du telson est également lisse.

Appendices. — Nous ne mentionnerons ici que les appendices dont la structure est différente dans les deux groupes.

Antennes (fig. 3). — L'écaille antennaire se termine par une épine chez *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3* ; cependant, cette épine est longue chez *Dardanus ? 1* (fig. 3 *a*) : environ le sixième de la longueur totale de l'écaille ; elle est courte chez *Dardanus ? 2* (fig. 3 *b*) ; chez *Dardanus ? 3*, très réduite au stade I (fig. 3 *c*), elle est absente au stade II (fig. 3 *c*'). Chez *Dardanus arrosor*, il n'y a pas d'épine terminale au stade I (3 *d*) et au stade II (fig. 3 *d*') le bord externe commence à se garnir de soies.

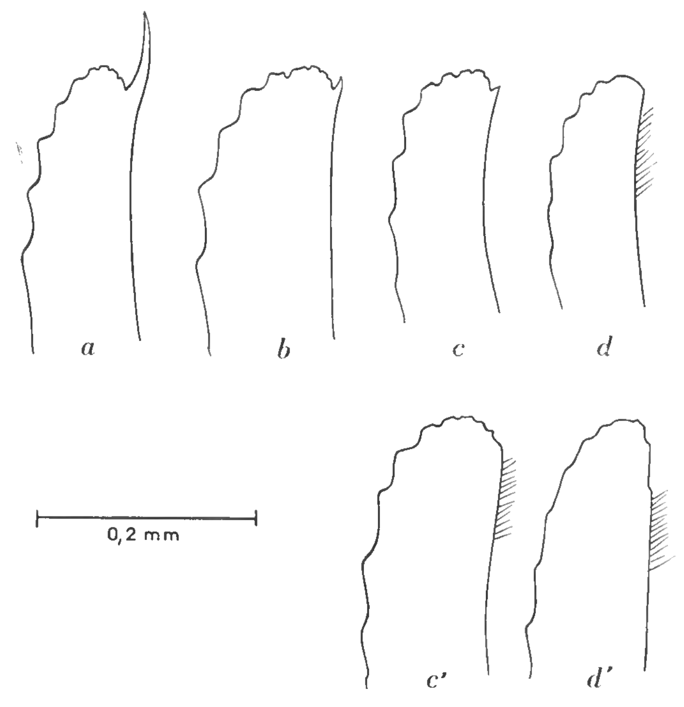


Fig. 3. — Partie terminale de l'écaille antennaire ; les soies longues n'ont pas été figurées pour mieux laisser voir l'épine terminale : *a*, *Dardanus ? 1*, *b*, *Dardanus ? 2*, *c*, *Dardanus ? 3*, *d*, *Dardanus arrosor*, stades I ; *c*', *Dardanus ? 3*, *d*', *Dardanus arrosor*, stades II.

Maxillule (fig. 4). — Le palpe est composé de trois articles chez *Dardanus ? 1* (fig. 4 *a*) et *Dardanus ? 2* (fig. 4 *b*) ; chez *Dardanus ? 3* le stade I (fig. 4 *c*) présente deux articles, qui sont fusionnés au stade II (fig. 4 *c*'), une forte constriction marquant cependant encore l'articulation. Chez *Dardanus arrosor* il n'y a généralement qu'un seul article, mais il arrive que chez certains spécimens le palpe d'une des maxillules soit encore segmenté en 2 articles, ou porte une ébauche de segmentation. Dans toutes les autres espèces du groupe *arrosor*, la seule trace de segmentation existante est la présence d'une fine soie à la moitié environ du bord

interne du palpe ; cette soie existe toujours également chez *Dardanus arrosor*.

Maxille (fig. 5). — Le palpe est toujours unisegmenté ; chez *Dardanus ? 1* (fig. 5 *a*), il porte sur son bord interne 3 groupes de 3, 1, et 3 soies, indiquant sa segmentation primitive en 3 articles. Chez *Dardanus ? 2* (fig. 5 *b*), on observe 3 groupes de 2, 1 et 2 soies ; chez *Dardanus ? 3*

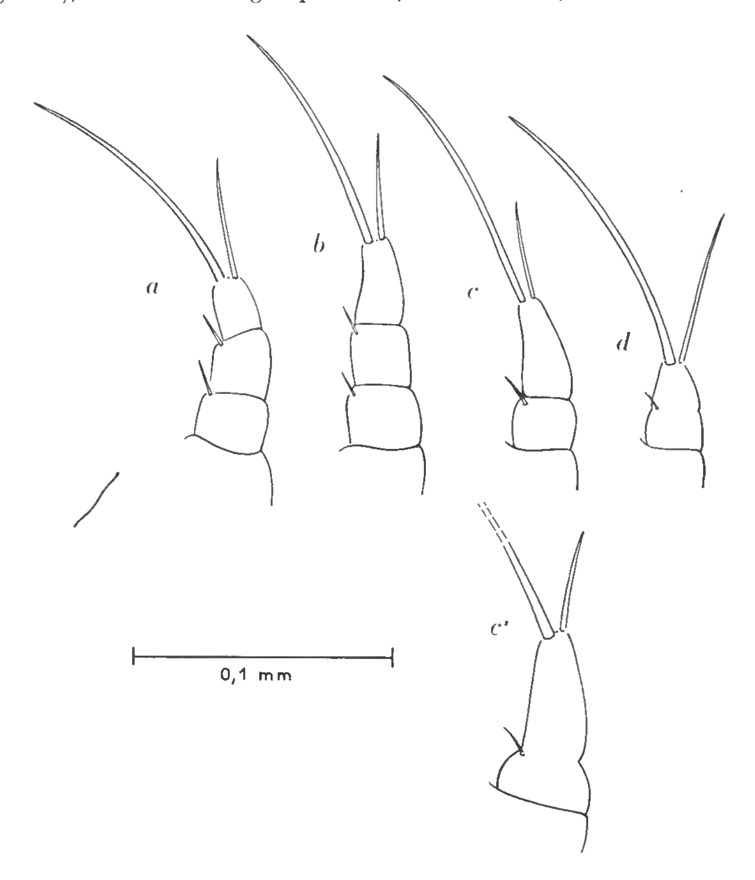


Fig. 4. — Palpe de la maxillule : *a*, *Dardanus ? 1*, *b*, *Dardanus ? 2*, *c*, *Dardanus ? 3*, *d*, *Dardanus arrosor*, stades I ; *c'*, *Dardanus ? 3*, stade II.

(fig. 5 *c*), il n'y a plus que 2 groupes de soies : 2 soies terminales et 2 soies au milieu du bord interne, mais ces 2 soies sont encore insérées sur deux lobes séparés ; la disposition des soies est la même au stade II (fig. 5 *c'*). Chez *Dardanus arrosor* enfin (fig. 5 *d*), on a deux groupes de soies comme chez *Dardanus ? 3*, mais les deux soies du bord interne sont insérées côte à côte.

Premier maxillipède (fig. 6). — On observe un lobe basal recourbé vers l'avant sur le basipodite chez toutes les espèces ; un lobe plus petit

se retrouve sur le coxopodite chez *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3* seulement. Chez *Dardanus ? 1* (fig. 6 *a*), les deux lobes se terminent par une forte soie barbelée ; chez *Dardanus ? 2* (fig. 6 *b*), seul le lobe du basipodite porte une soie barbelée, celle du coxopodite est courte et simple ; chez *Dardanus ? 3*, les soies des deux lobes sont courtes et simples. Chez *Dardanus arrosor*, la soie du basipodite est très petite, tandis que le lobe coxopodial a entièrement disparu.

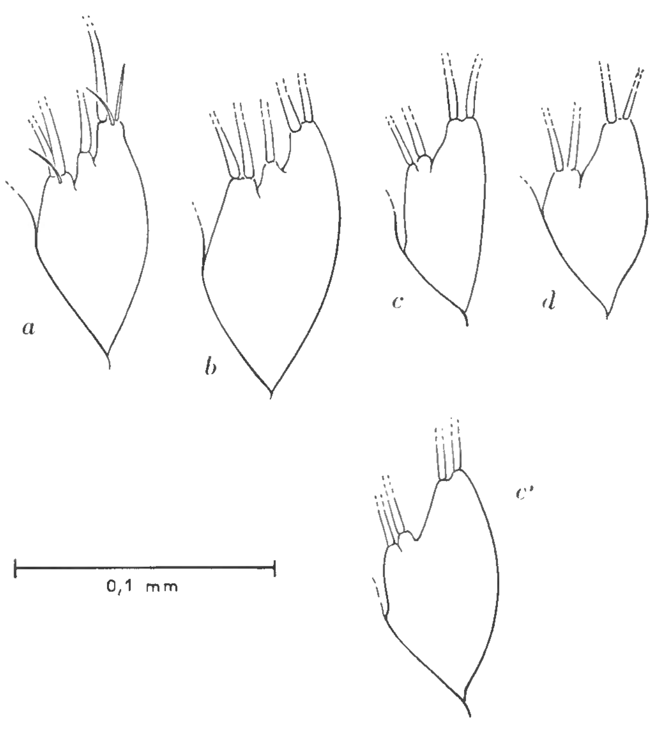


Fig. 5. — Palpe de la maxille : *a*, *Dardanus ? 1*, *b*, *Dardanus ? 2*, *c*, *Dardanus ? 3*, *d*, *Dardanus arrosor*, stades I ; *c'*, *Dardanus ? 3*, stade II.

Caractères des zoés du groupe de *Dardanus arrosor*.

Les zoés du groupe de *Dardanus arrosor*, trouvées en assez grand nombre dans le plancton de la collection Dawydoff (4 ou 5 espèces) et dans celui de Mer Rouge (3 espèces) possèdent toutes en commun avec *Dardanus arrosor* les caractères indiqués à propos de cette espèce dans la description précédente, que nous allons résumer :

— les épines latérales sur le cinquième segment abdominal sont subterminales, sauf chez une espèce de Mer Rouge où ces épines manquent (fig. 8) ;

— la face dorsale du telson est épaissie dans sa partie médiane, ses

bords latéraux sont droits et il existe de profondes indentations entre les insertions des épines du bord postéricur ;

— il n'y a pas d'épine terminale sur l'écaille antennaire ;

— le palpe de la maxillule est unisegmenté ;

— le palpe de la maxille porte deux groupes de deux soies ;

— le lobe basipodial du premier maxillipède est terminé par une très courte soie, et il n'y a pas de lobc sur le coxopodite.

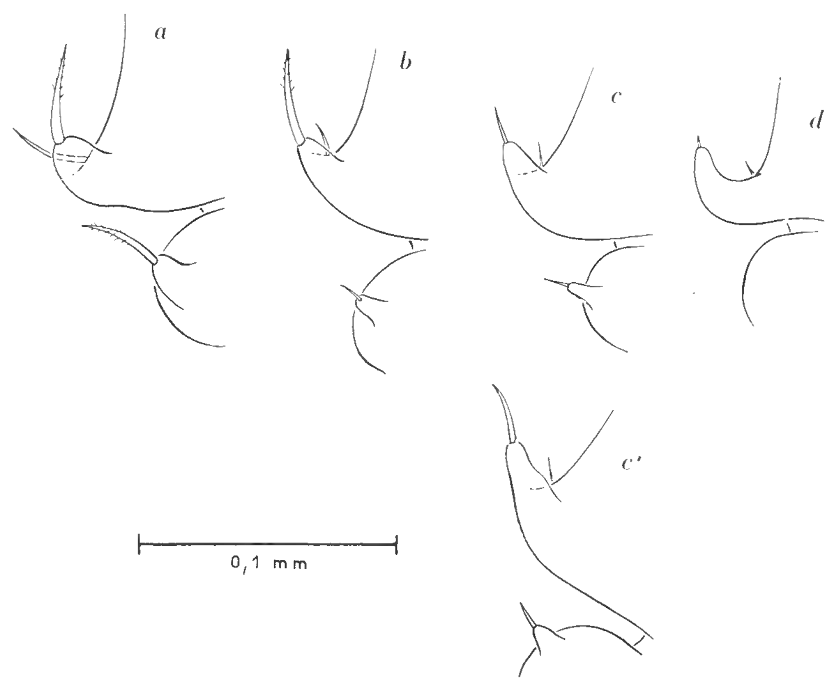


Fig. 6. — Région inférieure du basipodite, et coxopodite, du premier maxillipède : *a*, *Dardanus ? 1*, *b*, *Dardanus ? 2*, *c*, *Dardanus ? 3*, *d*, *Dardanus arrosor*, stades I ; *c'*, *Dardanus ? 3*, stade II.

Si l'on tient compte du grand nombre d'espèces de *Dardanus* présentes dans la région considérée et des variations individuelles probables, ainsi que de l'impossibilité actuelle d'identifier spécifiquement aucune de ces larves (sauf celles de *Dardanus arrosor*), il nous paraît inutile de donner ici une description de ehaque espèce reconnue ; nous nous bornerons à indiquer les caractères qui permettent de les séparer ; ee sont :

— la taille (de 2,0 à 3,2 mm) ;

— la longueur relative du rostre ;

— la dimension relative des épines latérales du cinquième segment abdominal ;

— la longueur relative des épines postérieures du telson, l'angle formé par ses bords latéraux et le rapport largeur/longueur du telson et du sixième segment abdominal réunis.

Tableau I

Caractères	*Dardanus ? 1* stade I	*Dardanus ? 2* stade I	*Dardanus ? 3* stade I	*Dardanus ? 3* stade II	*Dardanus arrosor* et espèces voisines stades I et II
Épines latérales du 5e segment abdominal	Deviennent progressivement plus courtes, plus étroites et sub-terminales				
Épines vestigiales du telson	Deviennent de plus en plus réduites				
Épine terminale de l'écaille antennaire	longue, égale au 1/6 du total de l'écaille	courte	très courte	absente	absente
Palpe maxillulaire	3 articles	3 articles	3 articles	2 articles	1 article
Palpe maxillaire	3 groupes de 3, 2 et 1 soies	3 groupes de 2, 1 et 2 soies	3 groupes de 2, 1 et 1 soies		2 groupes de 2 et 2 soies
Lobe basipodial du 1er maxillipède	terminé par une forte soie barbelée	terminé par une soie barbelée	terminé par une soie simple		terminé par une très petite soie simple
Lobe coxopodial du 1er maxillipède	portant une soie barbelée	portant une soie simple courte	portant une soie simple courte		lobe absent.

Il nous paraît particulièrement intéressant de noter les différences dans la longueur des épines latérales du cinquième segment abdominal, qui se présente comme un caractère évolutif : elles sont relativement longues chez *Dardanus arrosor* (fig. 2 *d*), plus courtes chez plusieurs autres espèces, très petites chez une espèce indochinoise (fig. 7), enfin totalement disparues chez la plus petite des espèces, de Mer Rouge (fig. 8).

En conclusion, si les deux premières espèces, *Dardanus ? 1* et *Dardanus ? 2*, apparaissent comme assez éloignées des espèces du groupe

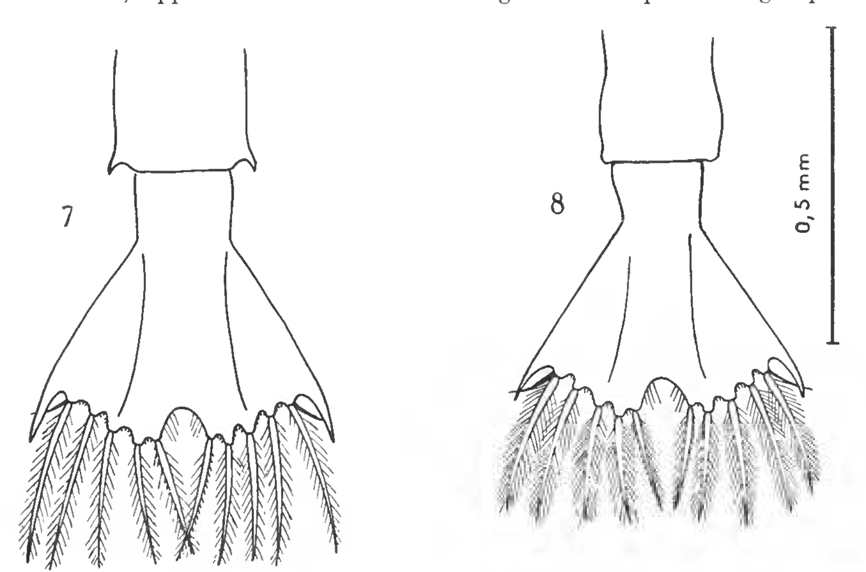


Fig. 7. — Région postérieure de l'abdomen chez une espèce d'Indochine.
Fig. 8. — *Id.*, chez une espèce de Mer Rouge.

arrosor, *Dardanus ? 3* représente une forme intermédiaire ; son stade II, où l'écaille antennaire est dépourvue d'épine terminale et où le palpe maxillulaire n'a qu'un seul article, ne présente aucune différence fondamentale avec le même stade chez *Dardanus arrosor*.

Les différences entre *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2*, *Dardanus ? 3*, et celles du groupe de *Dardanus arrosor* sont résumées dans le tableau I.

Position systématique de *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3*

Nous connaissons la morphologie des larves d'un certain nombre de genres de *Diogeninae* (*Calcinus*, *Clibanarius*, *Dardanus*, *Diogenes*, *Paguristes*) : ces larves présentent d'un genre à l'autre une grande diversité et différent par un ensemble de caractères bien apparents, tels que la forme et l'ornementation du rostre, de la carapace, des segments abdominaux et du telson ; il est manifeste que, par ces caractères, *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3* sont apparentés au genre *Dardanus*.

Cependant, dans la plupart des cas, notre connaissance est limitée à une seule espèce du genre, à l'intérieur duquel nous ignorons la nature et l'amplitude des variations spécifiques. On peut donc se demander si les caractères par lesquels se distinguent les larves désignées ici sous le nom de *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3*, et celles des *Dardanus* indiscutables, ont ou non une valeur générique ; c'est le cas pour l'épine de l'écaille antennaire, la segmentation du palpe des maxilles et le lobe armé du coxopodite du premier maxillipède.

Les présentes observations laissent supposer que les espèces dont les larves sont étudiées ici constituent une série évolutive ; il est intéressant de revenir sur les caractères sur lesquels portent cette évolution : on considère généralement que la présence de trois articles au palpe maxillulaire et celle de trois groupes de soies sur celui des maxilles sont des caractères primitifs ; si on admet que l'évolution se traduit par une réduction du nombre des articles et du nombre des soies sur les palpes maxillaires, on doit noter les variations concomitantes telles que la réduction progressive des épines latérales du cinquième segment abdominal, la réduction et la disparition de l'épine de l'écaille antennaire et celles du lobe coxopodial du premier maxillipède.

Sur la position systématique des larves constituant la série *Dardanus ? 1* → *Dardanus arrosor*, on peut formuler trois hypothèses :

1. — Les zoés décrites ici sous le nom de *Dardanus ? 1*, *Dardanus ? 2* et *Dardanus ? 3* appartiennent toutes trois à des espèces primitives du genre *Dardanus*, ou

2. — *Dardanus ? 1* et *Dardanus 2*, qui sont très proches l'une de l'autre, appartiennent à un genre distinct, *Dardanus ? 3* étant un vrai *Dardanus*, ou

3. — *Dardanus ? 1* et *Dardanus ? 2* d'une part, *Dardanus ? 3* d'autre part, appartiennent à des genres distincts, moins évolués que *Dardanus*.

Dans les deux dernières hypothèses, à quel genre connu pourraient être rattachées ces zoés ? Dans la région indopacifique, on connaît les *Diogeninae* suivants : *Aniculus*, *Calcinus*, *Cancellus*, *Clibanarius*, *Dardanus*, *Diogenes*, *Paguristes*, *Paguropsis* et *Trizopagurus*.

Les zoés d'*Aniculus*, *Cancellus*, *Paguropsis* et *Trizopagurus* sont inconnues. D'après la morphologie des adultes, *Cancellus* (chez lequel d'ailleurs un développement direct a été signalé pour au moins deux espèces), *Paguropsis* et *Trizopagurus* présentent peu d'affinités avec *Dardanus*.

Restent les *Aniculus*, apparentés aux *Dardanus*, et possédant des caractères primitifs. Mais une seule espèce, *Aniculus aniculus*, vit dans la région considérée, alors que nous avons noté les affinités entre *Dardanus ? 1* et *Dardanus ? 2* et leur appartenance probable à un même genre ; pour les rattacher à *Aniculus*, il faudrait donc supposer l'existence d'une deuxième espèce indopacifique qui serait encore inconnue ; ceci est douteux, car il s'agirait d'une espèce de grande taille, vivant dans des eaux peu profondes, et ceci dans une région où beaucoup de Pagures ont été récoltés.

Aniculus aniculus est largement répandu sur la côte indochinoise, et

les zoés *Dardanus ? 3*, qui étaient abondantes dans le plancton de la collection DAWYDOFF, pourraient lui appartenir. Mais dans ce cas l'identité de *Dardanus ? 1* et de *Dardanus ? 2* resterait à établir.

Les larves décrites dans la présente note ne sont pas les seules dont la position systématique précise est impossible à déterminer ; si la plupart des zoés de *Diogeninae* de la collection DAWYDOFF ont pu être génériquement identifiées, plusieurs d'entre elles, possédant les caractéristiques de ce groupe, n'ont pu être rattachées à aucun genre connu ; il faut envisager leur identification à *Aniculus*, *Trizopagurus*, *Paguropsis* ou même à des genres de *Pylochelidae*, groupe hétérogène, dont les rapports exacts avec les *Paguridae* n'ont pas encore été établis.

L'identification spécifique ne peut se faire avec certitude que par obtention de zoés provenant de femelles préalablement déterminées, mais dans le cas présent il est déjà fort intéressant de noter l'existence d'une série évolutive qui part de la zoé que nous avons appelée *Dardanus ? 1* et qui aboutit à *Dardanus arrosor*. Lorsque ces larves pourront être identifiées avec précision, on possédera des données précieuses sur la phylogénie du genre *Dardanus*, dont les nombreuses espèces peuvent déjà être séparées en plusieurs groupes, et sur ses rapports avec les genres voisins.

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

BATE (C. S.), 1888. — Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. *Rep. Voy. Challenger, Zool.*, 24 : 882, pl. CXLIII.

ISSEL (R.), 1910. — Ricerche intorno alla biologia ed alla morphologia dei Crostacei decapodi. Parte I : Studi sui Paguridi. *Arch. Zool. Napoli*, 4 : 333-397, 3 pl.

BORASCHI (L.), 1921. — Osservazione sulle larve dei Crostacei Brachiuri e Anomuri. *Mem R. Comp. talassogr. ital.*, 87 : 1-32.

BOURDILLON-CASANOVA (L.), 1960. — Le méroplancton du golfe de Marseille : les larves de Crustacés Décapodes. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **30**, n° 18.

PIKE (R. B.) et WILLIAMSON (D. I.), 1960. — Larvae of Decapod Crustacea of the families *Diogenidae* and *Paguridae* from the bay of Naples. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **31**, n° 3 : 493-552.

DECHANCÉ (M.), 1961. — Nombre et caractères des stades larvaires dans le genre *Dardanus* (Crustacé Décapode Paguride). *C. R. Acad. Sci.*, **253** : 529-531.